

# IL MODELLO MALTHUSIANO



Bellissima baia con Ninfee utilizzata come riparo dai pescatori. Sembra di vedere un quadro dei maestri Impressionisti



## II MODELLO DI EULERO e LA CRESCITA ESPONENZIALE

Negli anni '30 del 700 lo svizzero Leonhard Euler (Eulero) (1707-1783), uno dei più importanti matematici di tutti i tempi, inizia a scrivere il trattato

**"Introductio in Analisis Infinitorum"**

In quest'opera Eulero studia, tra le altre cose, le funzioni esponenziali e logaritmi, di cui illustra l'importanza con alcuni famosi esempi.

Quattro di questi esempi si occupano delle modalità di variazione nel tempo della numerosità di popolazioni umane (dinamica delle popolazioni)

**SONO I PRIMI MODELLI MATEMATICI  
DI FENOMENI NATURALI**



Per descrivere matematicamente la variazione della **numerosità di una popolazione** al trascorrere degli anni, Eulero propone il seguente "**modello matematico**":  
se  $P(n)$  è la numerosità di una popolazione all'anno  $n$ , l'anno successivo, l' $n+1$ -esimo si avrà

$$P(n+1) = P(n) + R P(n) = (1+R) P(n) \quad (\diamond)$$

dove

$n=0,1,2,3, \dots$  numera gli anni, le generazioni

$P(n)$  è la numerosità della popolazione all'anno  $n$  ( $n=0,1,2,\dots$ )

$R$  è una costante (positiva, negativa o nulla)

**Leggiamo la**  $\diamond$  : la numerosità  $P(n+1)$  della popolazione all'anno  $n=1,2,\dots$  si può calcolare come

la numerosità della popolazione all'anno precedente ( $P(n)$ )  
**aumentata** (se  $R>0$ ) o **diminuita** (se  $R<0$ ) di una quantità che può essere espressa come multiplo o sottomultiplo della numerosità allo stesso anno

(Se la numerosità **non cambia** si ha  $R=0$ )

Il modello è molto semplice, ma coglie gli "aspetti fondamentali" del fenomeno:

- la numerosità di una popolazione varia nel tempo
- la variazione può essere espressa come una **frazione** del numero degli individui che la compongono (perché è dovuta, principalmente, ad un certo numero di nascite e di decessi)

**ESEMPIO:** supponiamo che, in un certo anno  $n$ , una popolazione sia composta da  $P(n) = 100$  individui e supponiamo che in quell'anno nascano 20 bambini e muoiano 8 anziani.

$$20 = 100 (1/5) \quad 8 = 100 (2/25)$$

All' anno successivo ( $n+1$ ) si osserveranno

$$P(n+1) = 100 + 100(1/5) - 100(2/25) = 100 [1 + (1/5 - 2/25)] = 1.12 \times 100 = 112 \text{ individui}$$

(N.B.  $1+R=1+3/25=1.12 > 1$  quindi la popolazione è aumentata)

Se, come nell'esempio precedente si ha  $R > 0$ , ( $1 + R > 1$ )

la legge **prevede** che, se il valore di R non cambia,  $P(n+1) > P(n)$  (la numerosità aumenta)

Se R mantiene sempre il suo valore, si può anche prevedere il valore della numerosità a **qualunque tempo (n qualunque)**.

Infatti se  $1+R= 1.12$  si ha

$$P(n+2) = 1.12 P(n+1) = 1.12 \times (1.12 \times 100) = 1.12^2 \times 100 = 1.2544 \times 100 = 125.44 \approx 125$$

$$P(n+3) = 1.12 P(n+2) = 1.12 \times (1.12^2 \times 100) = 1.12^3 \times 100 = 1.405 \times 100 = 140.5 \approx 140$$

... in generale

$$P(n+k) = = 1.12^k \times 100 \quad k= 1,2,3,4, \dots$$

Si tratta dunque di calcolare **un esponenziale ( $1.12^k$ )** e, se  $1+R > 1$ , si può **prevedere che  $P(n)$  cresce senza limiti**.

*DOMANDA. È ragionevole pensare che la numerosità degli esseri umani vari come previsto da Eulero?*

Eulero stesso tenta una risposta, partendo dalla seguente constatazione

“...dopo il diluvio universale dell'anno 2350 a.C., la terra è stata ripopolata da 6 esseri umani (la Genesi ricorda che Noè aveva 3 figli e ciascuno aveva 1 moglie). Dopo 10 anni si contavano 11 individui (cioè, scelto  $t=1=10$  anni,  $N(1)=(1+R)N(0)$   $11=(1+R)6$  quindi deve essere

$1+R = 11/6 = 1.8333\dots$   $R \approx 1.8$ ), quanti uomini c'erano sulla terra dopo 300 anni ( $t=30$ ) dal diluvio?”

Il modello prevede

$$P(30) = (1.8)^{30} \times 6 \approx 273.102.957 \text{ !! (varie centinaia di milioni)}$$

Questo numero (enorme) ad Eulero sembra però ragionevole visto che scrive

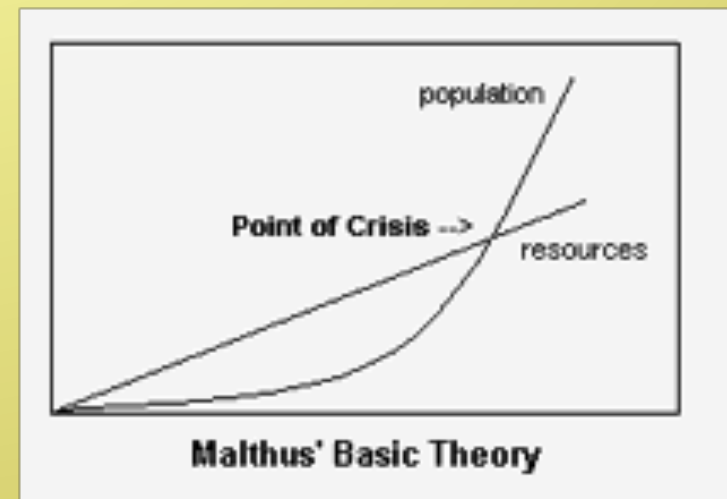
.. “questo risultato mostra quanto siano ridicole le obiezioni degli increduli che negano che tutta la terra possa essere stata ripopolata in un tempo così breve a partire da un uomo solo”

Il modello di Eulero viene riconsiderato circa 50 anni dopo dal demografo inglese T. MALTHUS (1766-1834)



Nel 1796 pubblica il **“Saggio sui principi della popolazione”**, in cui afferma che la numerosità umana, a causa della intensa riproduzione, si accresce con legge esponenziale come previsto da Eulero.

Malthus ritiene, senza alcuna evidenza sperimentale, che la disponibilità di mezzi di sopravvivenza aumenti con legge lineare. Questo implica che, da un certo tempo in poi (dopo il “punto di crisi”) le risorse non saranno sufficienti per tutti



**Le conclusioni che Malthus trae da questa constatazione sono molto famose :**

“Credo di poter fare due postulati. Primo, il cibo e' necessario per la sopravvivenza umana. Secondo, l'accoppiamento tra i sessi e' necessario e si manterrà tale nel tempo. Queste due leggi, da quando si ha una qualche conoscenza del genere umano, sembrano essere definitivamente stabilite come connesse alla nostra natura e, visto che fino ad oggi non sono state smentite, non abbiamo alcun diritto di credere che smetteranno di valere, a meno che un atto del potere divino, che ha creato tutto l'universo, non cambi lo stato presente, per il bene delle creature . . .

Assumendo che i miei postulati valgano, dico che il potere delle popolazioni e' enormemente più grande del potere della terra che produce sostentamento per l'uomo.

. . . Le popolazioni, senza controllo, crescono in modo esponenziale . . . e ciò genererà senza dubbio una cruenta lotta per la vita”



Più precisamente: conseguenza inevitabile della crescita esponenziale della numerosità degli esseri umani e della scarsità di risorse e' il susseguirsi di eventi brutali come le guerre, le epidemie e la mortalità, soprattutto infantile, e la fame.

Per procurarsi ciò che serve a sopravvivere gli uomini sono spinti alla

## LOTTA per LA SOPRAVVIVENZA

in cui molti soccombono.

# MODELLO DI MALTHUS DISCRETO

Se

- la popolazione è ISOLATA (non vi sono fenomeni migratori)
- le generazioni non si sovrappongono, cioè ad ogni generazione i nuovi nati nascono tutti nello stesso momento e anche i decessi sono simultanei
- "il motore" dell'evoluzione sono le NASCITE e le MORTI e i tassi di natalità e mortalità sono **COSTANTI** (propri della popolazione che vive in condizioni ideali) e non dipendono né dal tempo, né dall'età degli individui, né dalla numerosità della popolazione (N.B. questo non vuol dire che ogni femmina della popolazione produce, generazione dopo generazione, lo stesso numero di figli, ma indica che il numero (medio) di nuovi nati nella popolazione è lo stesso nelle generazioni)

allora vale il modello di Eulero e si può scrivere

**n**= tasso di natalita' (numero di nuovi nati ogni 100 individui, percentuale della natalità)

**m**=tasso di mortalita' (numero di morti ogni 100 individui)

L'evoluzione della numerosita' e' data da

$$N(t) = N(t-1) + nN(t-1) - mN(t-1) = *$$

$$= (1 + n - m)N(t-1) = (1 + R)N(t-1)$$

$N(t)$  = n° degli "individui che compongono la popolazione al tempo  $t$   
 $t$  = n° generazione, ciclo vitale, anno, ....

**R** =  $n - m$  tasso NETTO di crescita (COSTANTE)

La \* e' analoga al modello di Eulero e, matematicamente, e' detta una "legge di ricorrenza" che, ad ogni unità di tempo si ripete uguale

Se si assegna anche il dato iniziale

$$N(0)=N_0$$

allora la legge di ricorrenza e il dato iniziale

$$N(t)=(1+R)N(t-1)$$

$$N(0)=N_0$$

definiscono un "sistema dinamico" (che descrivere  
**quantitativamente** il cambiamento della numerosità)

**Es:**

Se  $n=0.2$  (20%),  $m=0.07$  (7%)  $R=n-m=0.13$  (13%) e

$N(0)=100$

il sistema dinamico si scrive

$$N(t)=(1+0.13)N(t-1)=1.13N(t-1)$$

$$N(0)=100$$

In particolare i valori di numerosità variano nel seguente modo

$$N(0)=100$$

$$N(1)=1.13 \times 100 = 113$$

$$N(2)=1.13 \times 113 = 127.69 = 128$$

$$N(3)=1.13 \times 127.69 = 144.2897 = 144 \longrightarrow \text{approssimando all'intero piu' vicino}$$

**Previsione ?** La numerosità aumenta

COME SI FA A SAPERE, SENZA FARE TUTTI I CALCOLI, QUANTO VALE LA NUMEROSITA' DOPO 10 GENERAZIONI?

Vediamo meglio, in generale,

$$N(t)=(1+R)N(t-1) \text{ (legge di ricorrenza)}$$

$$N(0)= N_0 \text{ (cond. iniziale)}$$

Allora

$$N(1)=(1+R)^1N(0)$$

$$N(2)=(1+R)N(1)=(1+R)^2N(0)$$

$$N(3)=(1+R)N(2)=(1+R)^3N(0)$$

$$N(4)=(1+R)N(3)=(1+R)^4N(0)$$

.....

$$N(t)=(1+R)^tN(0) \quad \text{(SOLUZIONE del SISTEMA DINAMICO)}$$

Quindi, nel caso dell'esempio precedente, si ha

$$N(10)=(1.13^{10}) 100 \approx (3.39)100=339 \text{ e anche}$$

$$N(25)=(1.13^{25}) 100 \approx (21.23)100=2123 \text{ ecc.}$$

Si capisce che il valore di  $N(t)$  dipende da  $1+R$  cioè da  $R$

$R$  quantifica la "**fitness**" della popolazione (fitness malthusiana), cioè la sua capacità di essere presente nelle successive generazioni

Considerando i valori che  $R$  può assumere si può predire semplicemente il "futuro" di una popolazione malthusiana

## Come si fanno le previsioni?

(1) se  $n > m$ ,  $R > 0$  ( $1+R > 1$ )  $(1+R)^t$  cresce all'aumentare di  $t=1,2,3..$

(fitness positiva)  $N(t) = (1+R)^t N(0)$  cresce (esponenzialmente)

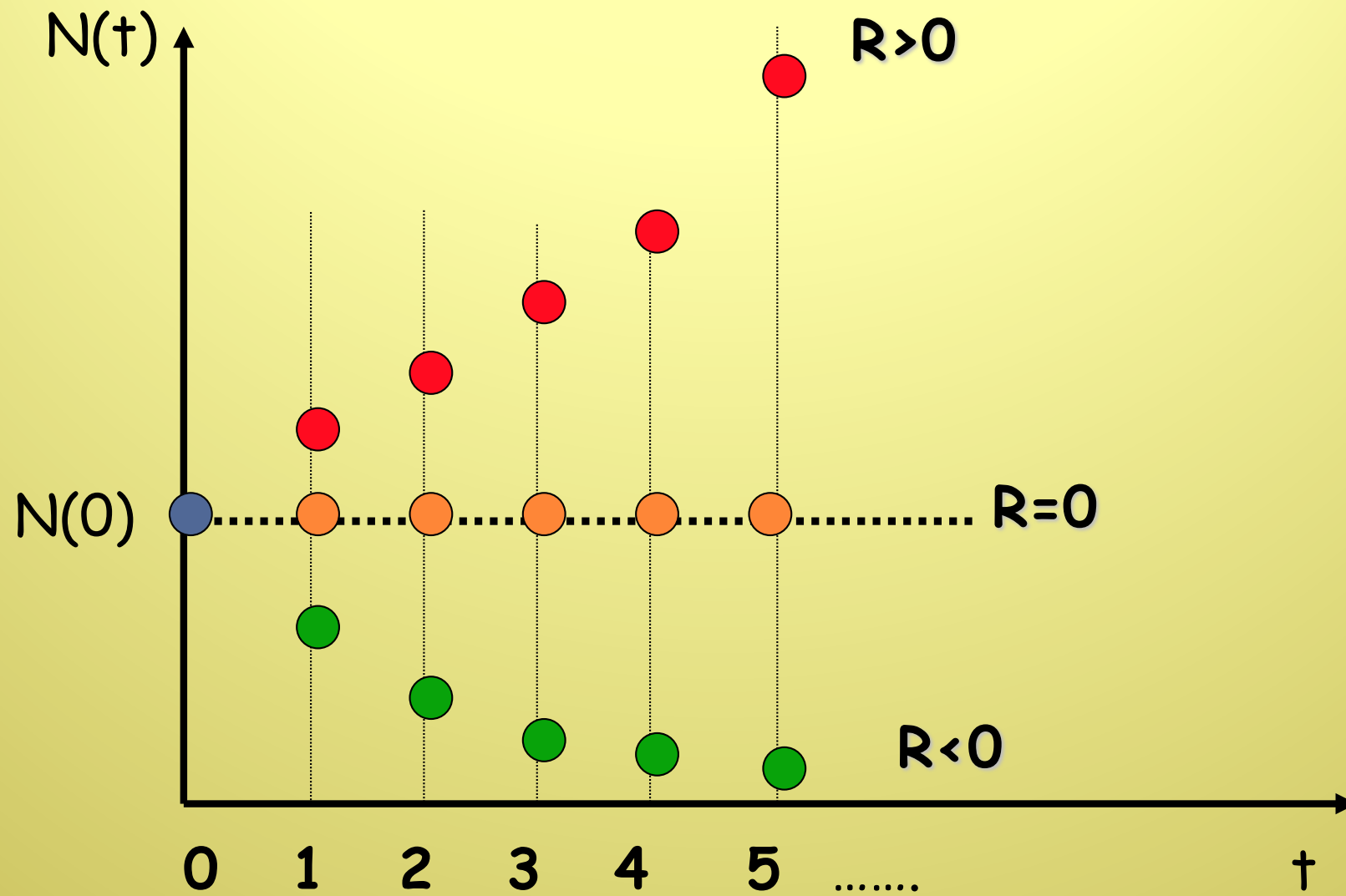
(2) Se  $n < m$ ,  $R < 0$  ( $1+R < 1$ )  $(1+R)^t$  decresce all'aumentare di  $t=1,2,3..$

(fitness negativa)  $N(t) = (1+R)^t N(0)$  decresce (esp.)

(3) Se  $n = m$ ,  $R = 0$  ( $1+R = 1$ )  $(1+R)^t = 1$  per ogni  $t=1,2,3..$

(fitness nulla)  $N(t) = (1+R)^t N(0) = N(0)$  costante **EQUILIBRIO**





riassumendo

**IL COMPORTAMENTO DELLA SOLUZIONE  
DEL SISTEMA DINAMICO MALTHUSIANO**

$$N(t) = (1+R)^t N(0), \quad N(0) = \text{dato iniziale}$$

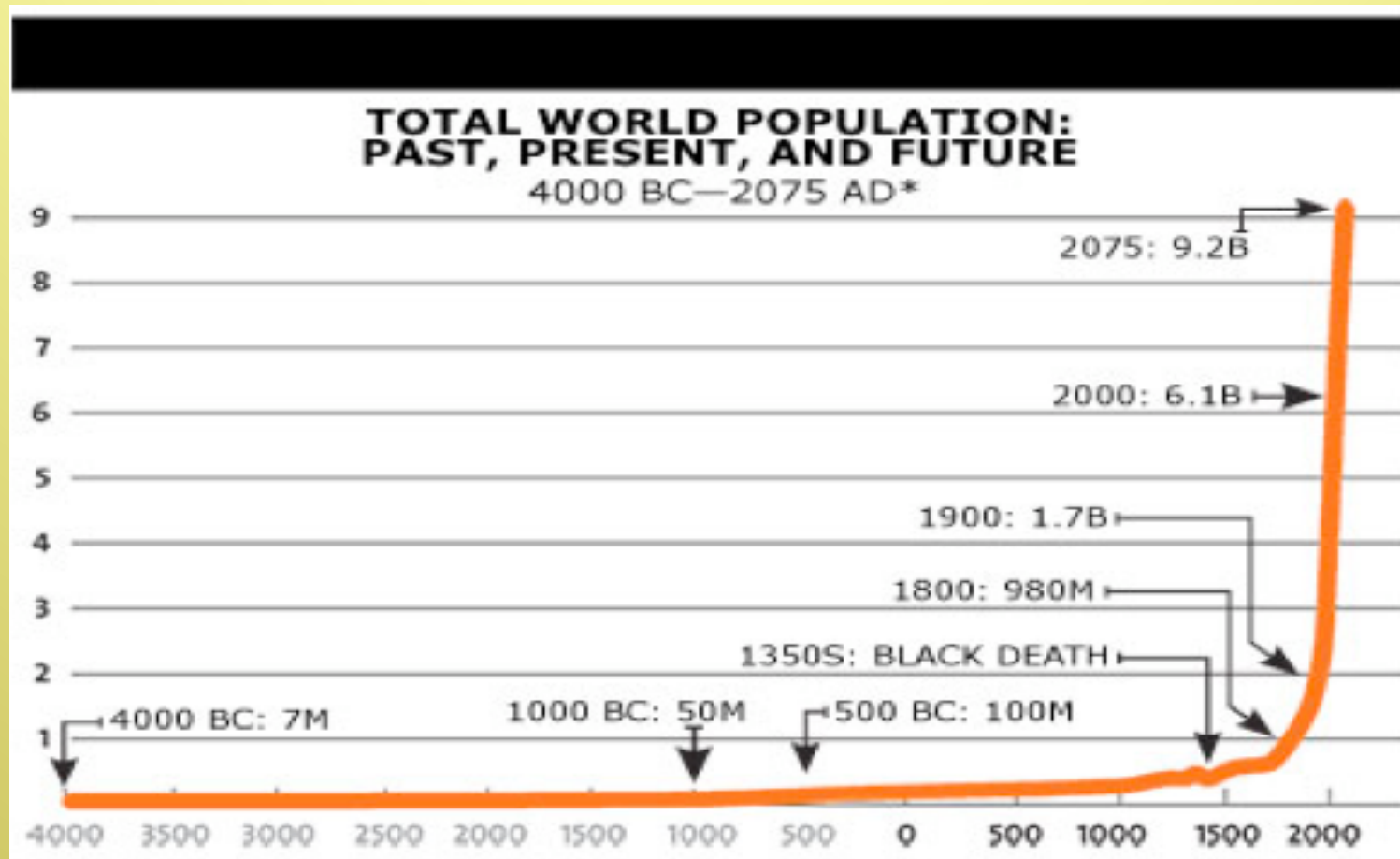
$t = 0, 1, 2, 3, \dots$

**DIPENDE DAL VALORE DEL DATO INIZIALE**

**$N(0)$ , MA ANCHE DAL VALORE DELLA**

**FITNESS  $R$**

Per gli esseri umani, in media  $R \approx 1,15$ , quindi nonostante le guerre, le carestie, le epidemie,... la popolazione mondiale nel complesso cresce



## PREVISIONI

**Es1.** Una popolazione malthusiana è inizialmente composta da  $N(0)=100=10^2$  individui femmine

Ogni femmina produce sempre, in media, 3 nuovi nati e muoiono, in media, l'8% degli individui per generazione. Qual è il modello?

$$\begin{aligned} N(1) &= N(0) + 0.03N(0) - 0.08N(0) = \\ &= N(0)[1 - 0.05] = 0.95N(0) = 95 \end{aligned}$$

$$N(2) = N(1)[1 - 0.05] = (0.95)^2 N(0) \approx 90$$

...

Cosa si può prevedere? ( $1+R=0.95 < 1$ , decrescita)

**Es2.** Una popolazione malthusiana è inizialmente composta da  $N(0)=10^2$  individui femmine, alla generazione successiva le femmine sono  $N(1)=85$ , qual'è il tasso netto di crescita della popolazione?

$$N(1)=85=(1+R)N(0)=(1+R)100$$

quindi

$$1+R=85/100=0.85 < 1$$

Visto che  $1+R < 1$  (muoiono più individui di quanti non nascano), la popolazione è destinata ad estinguersi.

In quanto tempo si estingue?

(Estinto al tempo  $t$ :  $N(t)=0$ , ma  $N(t)$  TENDE a 0 per  $t$  che tende all'infinito e non è mai zero).

È ragionevole calcolare

$$1=N(t)=0.85^t N(0)=0.85^t (100) \quad 0.01=0.85^t \quad \log(0.01)=\log(0.85^t)$$

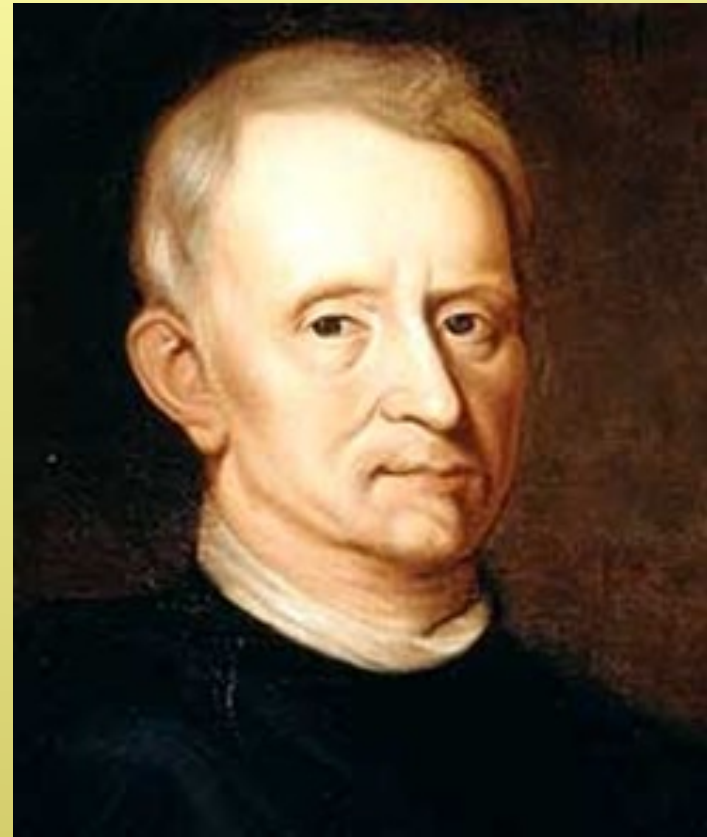
$$t=\log(0.01)/\log(0.85)\approx 29$$

(la popolazione si estingue in circa 29 generazioni)

## LA CRESCITA CELLULARE E' MALTHUSIANA

Tutti gli organismi viventi sono formati da cellule, le più piccole unità biologiche capaci di esistenza indipendente.

L'esistenza delle cellule fu rilevata, per la prima volta nel 1665, dal fisico inglese Robert Hooke (1635 -1703)



Hooke, osservando con un microscopio di sua invenzione un frammento di sughero, scoprì che questo era composto da moltissime piccole particelle a forma di "scatoletta" e le battezzò **cellule** (in latino cellula significa "piccola stanza").



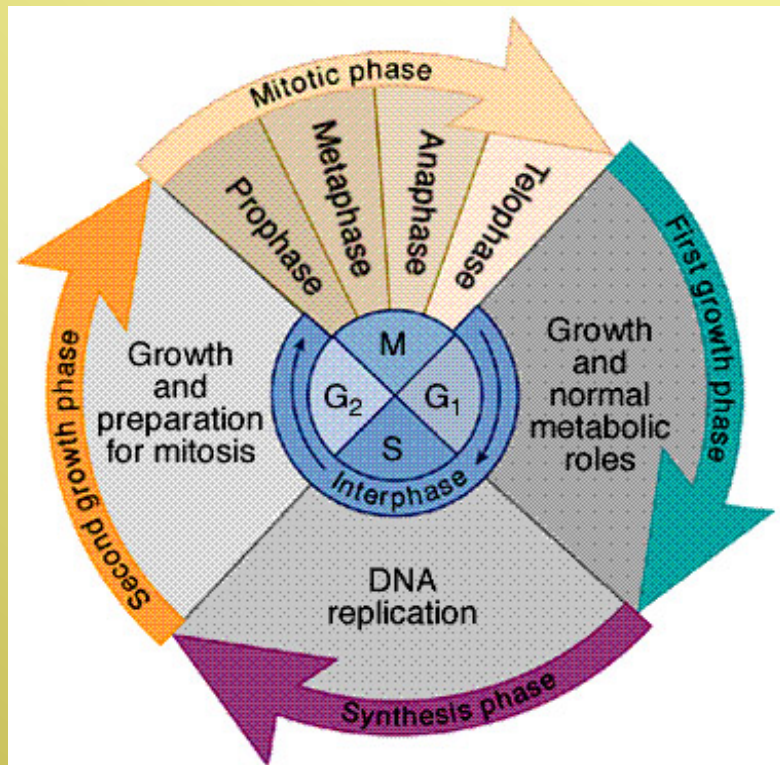
La scoperta che la cellula è una unità funzionale elementare e fondamentale è del 1839 quando il fisiologo tedesco Theodor Schwann scoprì il significato funzionale del nucleo di tutti i tipi di cellule (vegetali, animali) e i suoi studi hanno dato origine alla **teoria cellulare**.

T.Schwann  
(1810-1882)





**IL CICLO CELLULARE** in una cellula eucariote = serie di eventi che avvengono tra una divisione e la successiva



# Modello della crescita cellulare al variare dei cicli $k$

Trascurando la mortalità e assumendo che tutte le cellule completino il loro ciclo nello stesso tempo, il sistema dinamico

$$N(k+1)=2N(k)$$

$$N(0)=N_0$$

descrive la variazione della numerosità di una colonia di cellule

La legge esponenziale

$$N(k)=2^k N(0)=2^k N_0$$

è la soluzione del sistema dinamico con dato iniziale  $N_0$

(N.B. In questo caso  $e^{1+R}=2$ , trascurando la mortalità)

## N.B. FORMULA INTERESSANTE (e utile...)

Si consideri, ad esempio, la numerosità di una colonia di cellule al quinto ciclo cellulare:  $k=5$  ( $5=2+3$ ).

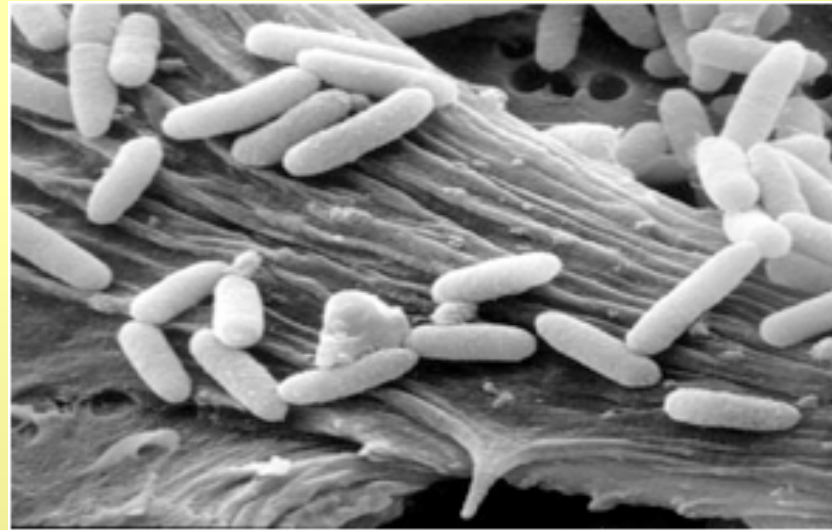
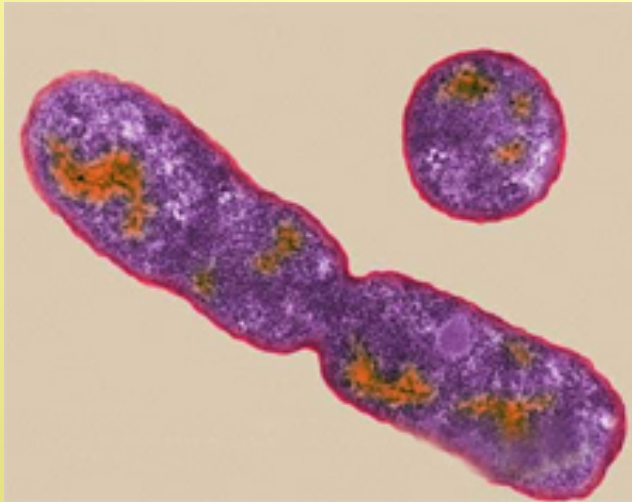
$$N(5)=2^5N(0)=2^{2+3}N(0)=2^2[2^3N(0)]=2^2N(3) \text{ o, equivalentemente,}$$

$$N(5)=2^5N(0)=2^{3+2}N(0)=2^3[2^2N(0)]=2^3N(2)$$

In generale se  $0 < c < k$ , visto che  $k=c+(k-c)$ , si scrive

$$N(k)=2^kN(0)=2^{k-c}[2^c N(0)]= 2^{k-c} N(c)$$

I batteri si riproducono per divisione (fissione binaria)



il modello di evoluzione è lo stesso di quello della divisione cellulare

$$N(k) = 2^k N(0) \quad (\text{NO mortalità}) \quad (1+R=2, n=1)$$

Se vi è mortalità costante si ha  $1+R = 1+n-m=2-m$  quindi

$$N(k) = (2-m)^k N(0)$$

## PROBLEMA:

In una coltura di *Escherichia coli* si osservano 1 milione di batteri. Dopo  $k$  suddivisioni si osservano 7 milioni e mezzo di batteri. Il tasso di mortalità nella coltura è 0.02 (2%). Quante suddivisioni ci sono state (quanto vale  $k$ )?

$$N(0) = 10^6$$

$$N(k) = 7.5 \times 10^6 = (2 - 0.02)^k 10^6 = 1.98^k 10^6$$

$$7.5 = 1.98^k \quad \longrightarrow \quad \log 7.5 = k \log 1.98$$

$$0.87 = k \cdot 0.3 \quad \longrightarrow \quad k = 0.87 / 0.3 \approx 3$$

**Problema.** Se volessimo sapere qual e' la numerosita' di una popolazione malthusiana "istante per istante" come potremmo fare?

Per rispondere a questa domanda dobbiamo creare un **modello continuo**.

Questo puo' essere fatto senza troppa difficolta' e ci condurra' ad un nuovo strumento matematico, le equazioni differenziali.